

Université Paris 7 et Centre National de la Recherche Scientifique
«Analyse des Systèmes Ecologiques, Ecologie du Sol»
Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière
Fontainebleau, France

Sur le rapport entre *Steganacarus magnus*
et *Sporocytophaga myxococcoides*
dans la décomposition de la litière*)

GUENZEL GUEGAMIAN, JORGE PAULO CANCELA DA FONSECA et CHRISTIAN MASSOT

Avec 3 figures

(Accepté: 84-04-17)

1. Introduction

Dans les études concernant les interactions entre la faune et la microflore édaphiques, trois approches peuvent être envisagées:

(1) L'étude du régime alimentaire de la faune pose le problème de la participation des microorganismes et surtout des champignons dans le cas des microarthropodes. Ces problèmes conduisent à l'analyse des rapports trophiques entre deux groupes d'organismes, tels que: la sélectivité de l'alimentation fongique, sa diversité, l'influence de cette diversité d'alimentation sur l'abondance des animaux dans les biocénoses, sur la spécificité de leur croissance et développement, etc. (VAN DER DRIFT 1951; SCHUSTER 1956; KURČEVA 1960; KOZLOVSKAJA & ŽDANNIKOVA 1962; MACFADYEN 1968; CANCELA DA FONSECA & KIFFER 1969; KIFFER & CANCELA DA FONSECA 1971; MIGNOLET 1971, 1972; HARDING & STUTTARD 1974; DICKINSON 1974; ANDERSON 1975; VANNIER 1979; HÅGVAR & KJØNDAL 1981; CANCELA DA FONSECA & POINSOT-BALAGUER 1983).

(2) En restant toujours dans ce même domaine du métabolisme animal il s'agit de chercher à comprendre les mécanismes de digestion et de transformation du matériel végétal dans le tube digestif des animaux. A cet égard, les recherches consistent en des analyses biochimiques ou microbiologiques des contenus intestinaux ou des déjections des animaux. Cela permet de constater la présence ou l'absence des enzymes nécessaires à la dégradation des débris végétaux (NIELSEN 1962; WOODRING & COOK 1962; LITTLEWOOD 1968; ZINKLER 1971, 1972; LIXTON 1972, 1979) et d'estimer la participation de la microflore dans la digestion chez les animaux.

(3) La troisième approche qui est dans une certaine mesure la conséquence logique des deux premières peut être appelée biogéochimique. En effet, si dans les deux premiers cas l'objectif est de mettre en évidence les liens trophiques entre la faune et la microflore, dans ce cas c'est le phénomène de décomposition-dégradation de la matière organique que nous mettons à la base de l'étude des interactions animal-microorganisme et non plus leurs relations interspécifiques. Nous entendons par décomposition les transformations de la matière organique exprimées en termes de perte de masse et par dégradation les modifications physico-chimiques, voire biochimiques de cette matière.

*) Travail réalisé dans le cadre de l'Action Thématique Programmée PIREN (Programme Interdisciplinaire de Recherche sur l'Environnement) des Centre National de la Recherche Scientifique, Institut National de la Recherche Agronomique et Ministère de l'Environnement: «Matières organiques dans les sols: Etude des transformations de la matière organique par divers organismes vivants: mécanismes et conséquences».

Comme le remarque en toute justesse MANGENOT: "les interactions de la faune et de la microflore dans les cycles biogéochimiques sont, en général, de nature différente mais se complètent l'une l'autre en une synergie remarquable" (DOMMERGUES & MANGENOT 1970).

Le but de ce travail était de mettre en évidence cette synergie dans la décomposition de la litière (cellulose) en prenant un acarien oribate macrophytophage (*Steganacarus magnus*) et une bactérie cellulolytique aérobie (*Sporocytophaga myxococcoides*). Le choix de cet animal et de cette bactérie a été motivé par les raisons suivantes:

(a) Il est généralement admis que les acariens oribates macrophytophages, qui se nourrissent principalement de feuilles mortes, font partie des décomposeurs importants de la litière (SCHUSTER 1956; WALLWORK 1958, 1967, 1976; BERTHET 1964; WITKAMP & CROSSLEY 1966; LEBRUN 1971; HARDING & STUTTARD 1974; ANDERSON 1975).

(b) BERTHET (1964), par exemple, a constaté que *Steganacarus magnus* participe au métabolisme des matières organiques à raison de 25,6% de l'oxygène consommé par la faune de la litière et de 29,4% de celle de l'humus, qu'elle intervient pour 37% de la biomasse totale de la faune de la litière et pour 44% de celle de l'humus.

(c) D'autre part, nous savons que les oribates ne digèrent pas la cellulose (ni les tissus chitinisés, ni les hémicelluloses, ni la lignine) et que leur rôle est restreint à l'action mécanique de fragmentation des débris végétaux (une "simple disparition" de la litière, selon l'expression imagée de MANGENOT & TOUTAIN 1980).

(d) Afin de "compléter" cette action mécanique nous avons choisi un véritable agent de la dégradation de la cellulose, *Sporocytophaga myxococcoides*. Nous avons choisi cette bactérie et non un champignon cellulolytique, car il est connu que si dans les forêts à sols acides, notamment des forêts de conifères, ce sont les champignons, dont les basidiomycètes, qui jouent par excellence le rôle de décomposeurs, par contre, dans les sols basiques (prédominants dans les forêts de feuillus), ce sont essentiellement les bactéries (JENSEN 1974; HARDING & STUTTARD 1974; ARISTOVSKAJA 1980).

Ainsi, dans le présent travail nous avons tenté d'estimer l'importance des interactions animal/bactérie cellulolytique aérobie dans la décomposition de la cellulose. Avant de procéder à des expériences dans les conditions naturelles ou semi-naturelles, il nous a paru nécessaire d'entreprendre quelques expériences préliminaires en laboratoire. Le but de ces essais est de trouver les meilleures conditions expérimentales pour réaliser des expériences dans le milieu naturel. Nous voulions établir en particulier:

(a) la quantité optimale de la cellulose dans notre modèle expérimental;

(b) l'influence de la quantité initiale d'inoculum sur l'intensité de la cellulolyse;

(c) la possibilité de "coopération" de *Sporocytophaga myxococcoides* avec une espèce de champignon cellulolytique, en l'occurrence, *Aspergillus* sp.

Par conséquent, nous allons présenter d'abord les résultats de ces expériences préliminaires et ensuite ceux des expériences réalisées dans les conditions semi-naturelles (ici nous avons tenu compte aussi de la microflore totale du sol).

2. Matériel et Méthodes

2.1. Matériel

Les animaux utilisés ont été capturés dans le parc du Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière de Fontainebleau. Il s'agit d'une parcelle d'environ 1,5 ha avec une végétation d'une grande hétérogénéité (DRACH & FAILLE 1981). Nous avons choisi un site sous hêtre (*Fagus sylvaticus*) dépourvu de strate herbacée. Le sol est un sol lessivé. Le pH de la couche H (humifère) est de $4,0 \pm 0,2$ dans l'eau distillée et de $3,6 \pm 0,1$ dans KCl N/10. La teneur en matière organique de la même couche est de $48,0 \pm 52,0\%$, ce qui n'est pas surprenant car la matière organique d'un moder est constituée essentiellement de boulettes fécales des animaux (BOSWELL 1956, cité par MILLAR 1974; TOUTAIN 1981).

Nous avons isolé la bactérie cellulolytique, *Sporocytophaga myxococcoides*, à partir des déjections d'un ver de terre capturé au même endroit. Lors de son étude et identification (POCHON & DE BARJAC 1958; CHARPENTIER 1965; BERGEY's Manual ... 1974) nous possédions une souche de collection (NCIB 9920, National Collections of Industrial and Marine Bacteria, Torrey Research Station, Aber-

deen, Scotland) avec laquelle nous avons comparé les caractéristiques physiologiques et morphologiques de notre souche. La purification de celle-ci a été réalisée par la méthode de HARMSSEN (1946) décrite par CHARPENTIER (1965).

Aspergillus sp. était isolé de la litière. Sa capacité cellulolytique a été testée par la méthode de la cellulose-azur (SMITH 1977).

Dans ces expériences, nous avons utilisé comme cellulose pure le papier filtre Durieux 111.

2.2. Méthodes

(1) Pour choisir les conditions optimales de la cellulolyse nous avons utilisé les plaques de silica-gel recouvertes de morceaux de papier filtre imbibé d'une solution saline (Dubos) de composition: NaNO_3 — 0,5 kg, K_2HPO_4 — 1 g, MgSO_4 , $7\text{H}_2\text{O}$ — 0,5 g, KCl — 0,5, FeSO_4 , $7\text{H}_2\text{O}$ — 0,01 g pour un litre d'eau distillée; pH final du milieu — 7,2.

Afin d'obtenir les masses désirées de papier filtre ($\approx 30, 50$ et 65 mg) nous avons pris des disques de diamètre 4,5, 5,5 et 7,0 cm. Ces disques ont été par la suite coupés en 4, séchés et pesés. Sur chaque morceau a été déposée la quantité adéquate de la solution saline pour avoir le rapport C: N = 30: 1. Ensuite les papiers ont été stérilisés et mis dans les boîtes de Pétri (4 morceaux séparés dans chaque boîte).

L'inoculum a été pris dans une culture de 7 jours de *Sporocytophaga myxococcoides* cultivée sur le papier filtre à la surface d'un milieu gélosé (CHARPENTIER 1965). Un fin grumeau de papier a été prélevé, dilacéré dans 10 ml d'eau stérile et à partir de cette suspension on a préparé des dilutions 10^{-2} et 10^{-3} . Les morceaux de papier se trouvant sur silica-gel ont étéensemencés par 0,05 ml de chacune des solutions.

(2) Dans l'expérience avec les animaux, les boîtes de Pétri ont été préparées de la même manière avec en plus 10 animaux par boîte.

Une analyse microbiologique préalable a montré que le tube digestif de *Steganoecarus magnus* ne contenait pas de bactéries cellulolytiques symbiotiques. Donc, pour assurer la stérilité cellulolytique de l'expérience, il nous suffisait de stériliser le corps des animaux. Ce que nous avons fait en effectuant des lavages successifs des animaux à l'eau stérile, au phénol et à l'hypochlorite de sodium (eau de javel) à de faibles concentrations. Après cette opération, le test microbiologique et en particulier cellulolytique (SMITH 1977; DESCHAMPS & LEBEAULT 1980) a confirmé que les animaux étaient parfaitement stérilisés. Avant le lavage et l'introduction des animaux dans l'expérience, nous les avons gardés pendant une semaine sur papier filtre afin de les vider de leurs contenus intestinaux. Il faut noter que l'extraordinaire endurance de *Steganoecarus magnus* permet de réaliser ces opérations brutales, au cours desquelles nous n'avions eu que des pertes insignifiantes.

Les boîtes ont été mises à incuber dans des dessiccateurs à 28°C et atmosphère saturée.

(3) Les expériences dans les conditions semi-naturelles ont été réalisées dans des tubes à essai de 22×220 mm. Ici, parallèlement au papier filtre imbibé de milieu nutritif on a utilisé des feuilles de litière de hêtre, préalablement séchées, pesées et stérilisées. Dans ces expériences, nous avons ajouté une variante avec la microflore totale du sol.

Dans le but de créer les conditions favorables pour les animaux, un mélange de plâtre de Paris et de charbon végétal fut disposé au fond des tubes. Cette opération a permis, d'une part de stabiliser plus ou moins l'humidité dans les tubes, et d'autre part, de faciliter les déplacements des animaux, les parois du tube étant lisses. Dix individus furent introduits dans chaque tube. Ce nombre a été maintenu tout au long de l'expérience en remplaçant les individus morts.

Les tubes furent bouchés par du coton de verre, enveloppé de gaze du nylon et stérilisé auparavant. Ils furent disposés à la surface du sol, de telle façon que l'eau de pluie n'y puisse pas pénétrer, et couverts de litière. La durée de ces expériences a été de 6 mois (de mars à septembre 1982).

3. Resultats

Nous avons considéré trois fonctions qui peuvent influencer l'intensité de la décomposition de la cellulose: la quantité du substrat (cellulose), la densité d'inoculum ("la grandeur de l'inoculum" selon MOXOD 1942) et l'association d'un autre organisme cellulolytique avec la bactérie (un champignon, par exemple).

Nous avons constaté que malgré les mêmes conditions expérimentales pour chacune des variantes, la différence du poids du papier crée des variations d'intensité de décomposition, à savoir: dans le cas de 30 mg de papier, jusqu'à la fin de l'expérience (18 semaines) il n'a pas eu de décomposition complète, alors que les unités de 65 mg de papier ont été décomposées en 12 semaines. Le poids 50 mg occupe une place intermédiaire (Fig. 1). Dans la Fig. 1, en ordonnée, les points correspondent aux niveaux de décomposition suivants: début de la décomposition, décomposition à $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ et $\frac{3}{4}$, décomposition presque complète (des traces) et finalement la décomposition totale du papier. Chaque point représente une moyenne faite à partir de 12 morceaux de papier.

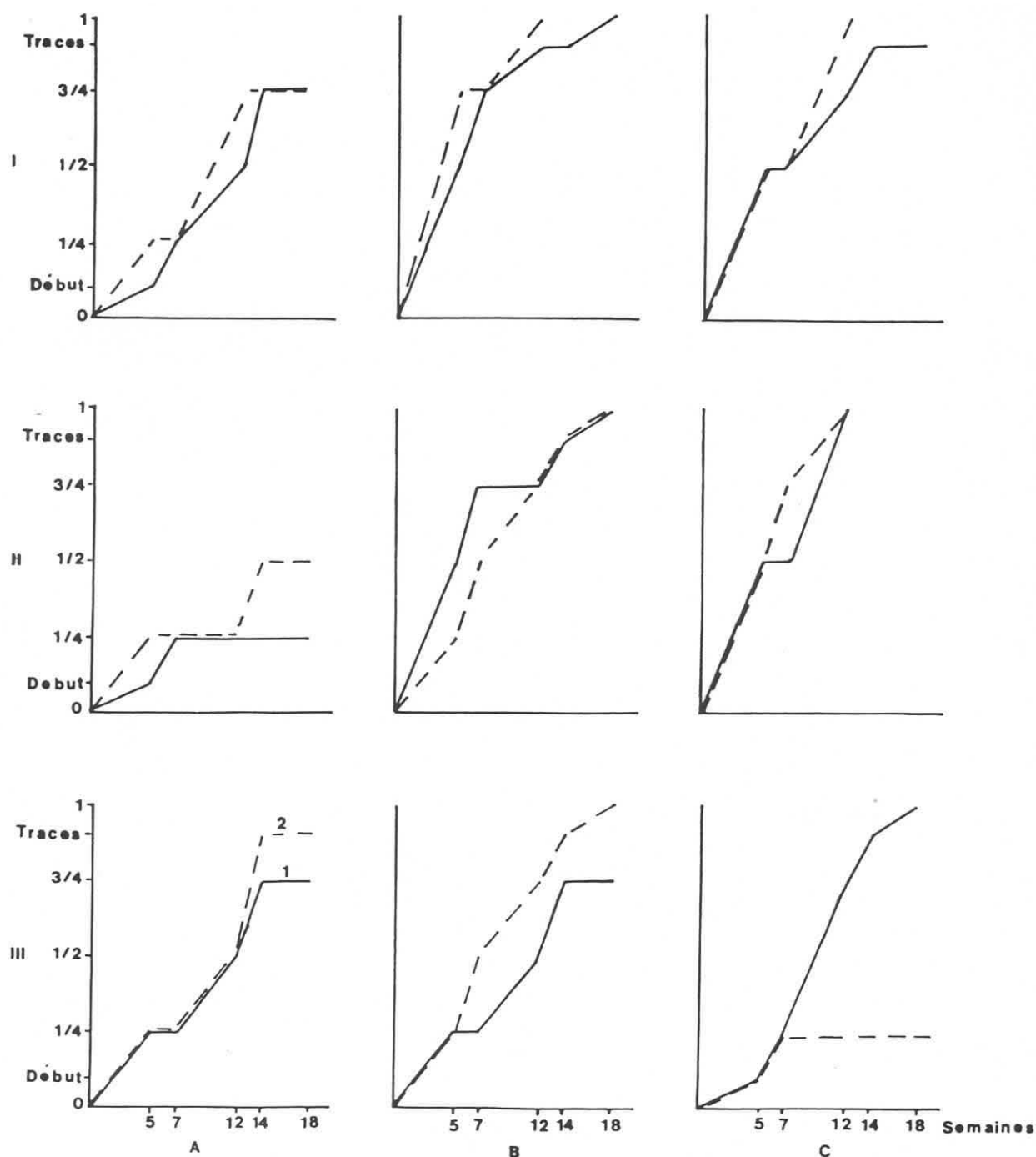


Fig. 1. Rapports entre l'intensité de la décomposition du papier filtre, de sa quantité initiale, de la concentration d'inoculum et de l'association "bactéries-champignons".

- | | | |
|-----|-------|--|
| 1 | — | Décomposition par <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> |
| 2 | - - - | Décomposition par <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> + <i>Aspergillus</i> sp. |
| I | — | inoculum "concentré" |
| II | - - - | inoculum dilué 10^{-2} |
| III | - - - | inoculum dilué 10^{-3} |
| | A | — \approx 30 mg de papier |
| | B | — \approx 50 mg de papier |
| | C | — \approx 65 mg de papier |

En ce qui concerne les variations de la densité d'inoculum dans l'expérience, nous voulions simplement trouver les conditions optimales (d'ensemencement) pour notre modèle expérimental, puisqu'à ce propos nous n'avons pas trouvé d'indications suffisamment précises dans la littérature. D'après les résultats acquis (Fig. 1), la densité moyenne de l'inoculum de l'expérience, la dilution 10^{-2} , paraît la plus favorable pour les masses de papier égaux à 50–65 mg (de ce fait nous l'avons utilisé dans les expériences en conditions semi-naturelles).

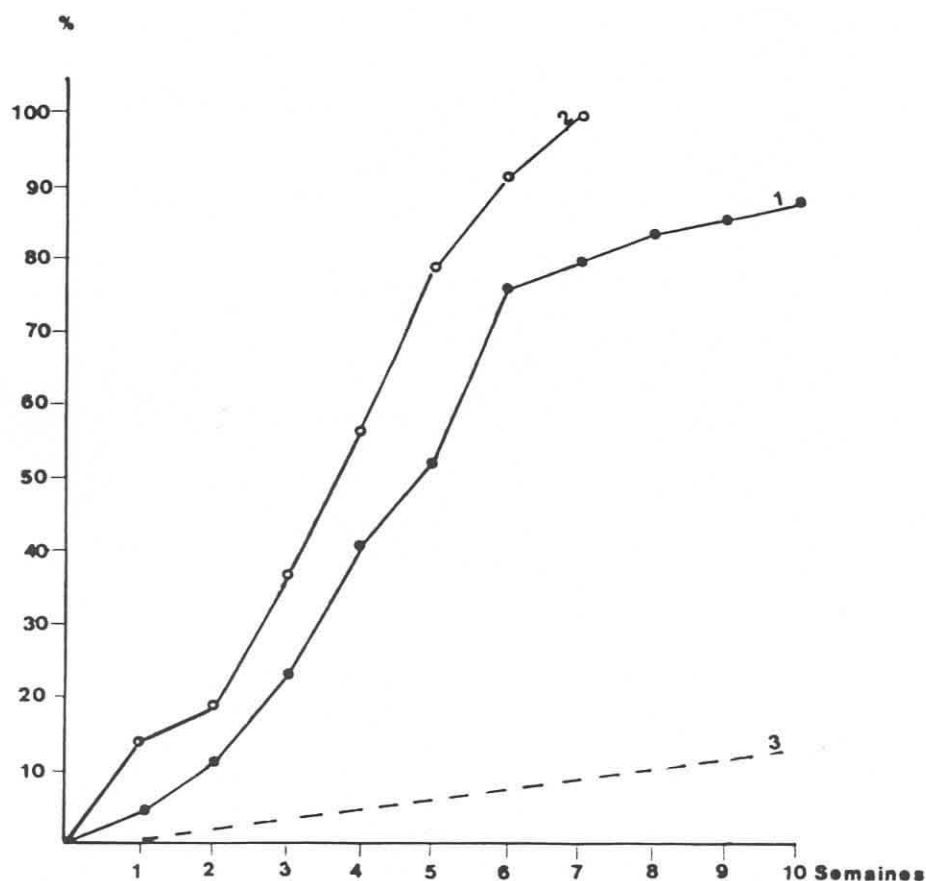


Fig. 2. Décomposition du papier filtre dans les boîtes de Pétri:

- 1 — par *Sporocytophaga myxococcoides*
- 2 — par *Sporocytophaga myxococcoides* + *Steganacarus magnus*
- 3 — par *Steganacarus magnus*

L'association "*Sporocytophaga-Aspergillus*" dans la cellulolyse a montré que cette coopération joue un certain rôle qui n'est cependant pas décisif. Autrement dit, quand on compare l'intensité de la cellulolyse par la bactérie seule ou en association avec le champignon on constate dans le second cas un léger accroissement.

Contrairement à l'expérience précédente, dans l'étude avec les animaux, la décomposition de la cellulose avait été mesurée par le pesage des restes du papier (deux boîtes de Pétri, soit 8 morceaux de papier de chaque variante ont été prélevés chaque semaine). Notons également qu'en se basant sur les résultats obtenus précédemment, nous avons pris cette fois des morceaux de papier de 65 mg environ et une densité d'inoculum à peu près correspondante à la variante II (la dilution 10^{-2}) (Fig. 1).

Les résultats (Fig. 2) montrent que dans une population mixte "*Sporocytophaga-Steganacarus*", l'animal stimule l'action de la bactérie. La population bactérienne seule n'arrive pas à décomposer le papier en 10 semaines, tandis que la participation des animaux seuls mangent très peu de papier et à la fin de l'expérience celui-ci est encore pratiquement intact.

La phase finale de ce travail était la réalisation de la cellulolyse du papier filtre et des feuilles de hêtre dans la nature. Les poids sec des bandes de papier et des feuilles ont été de l'ordre de 50—65 mg. La quantité d'inoculum de *Sporocytophaga myxococcoides* a également été maintenue (l'ensemencement avec la microflore totale avait été faite à partir de la suspension-dilution 10^{-2} de sol).

Les résultats (Tableau 1, Fig. 3) révèlent tout d'abord que dans les conditions de cette expérience la décomposition est insignifiante par rapport à celle obtenue en laboratoire. Nous croyons que la cause de ce phénomène est la différence des conditions (humidité et température) entre ces deux séries d'expériences. En particulier, en ce qui concerne l'humidité,

Tableau 1. Décomposition du papier filtre et des feuilles de hêtre par les cultures pures et les associations “microorganismes-animaux” en grammes*)

| Matière à décomposer | Microflore totale du sol | | <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> | | Microflore totale + <i>Steganacarus magnus</i> | | <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> + <i>Steganacarus magnus</i> | | <i>Steganacarus magnus</i> | |
|----------------------|--------------------------|--------------------|-------------------------------------|--------------------|--|--------------------|--|--------------------|----------------------------|--------------------|
| | Masse initiale | Masse finale | Masse initiale | Masse finale | Masse initiale | Masse finale | Masse initiale | Masse finale | Masse initiale | Masse finale |
| Papier filtre | 0,0620 ± 0,0054 | 0,0607 ± 0,0062 | 0,0556 ± 0,0021 | 0,0540 ± 0,0023 | 0,0576 ± 0,0021 | 0,516 ± 0,0033 | 0,0539 ± 0,0026 | 0,0468 ± 0,0014 | 0,0563 ± 0,0049 | 0,0508 ± 0,0065 |
| Feuilles de hêtre | 0,0505 ± 0,0074 | 0,0462 ± 0,0068 | 0,0476 ± 0,0003 | 0,0454 ± 0,0003 | 0,0570 ± 0,0083 | 0,0480 ± 0,0073 | 0,0451 ± 0,0075 | 0,0382 ± 0,0070 | 0,0596 ± 0,0067 | 0,0521 ± 0,0064 |

*) Moyenne ± erreur standard.

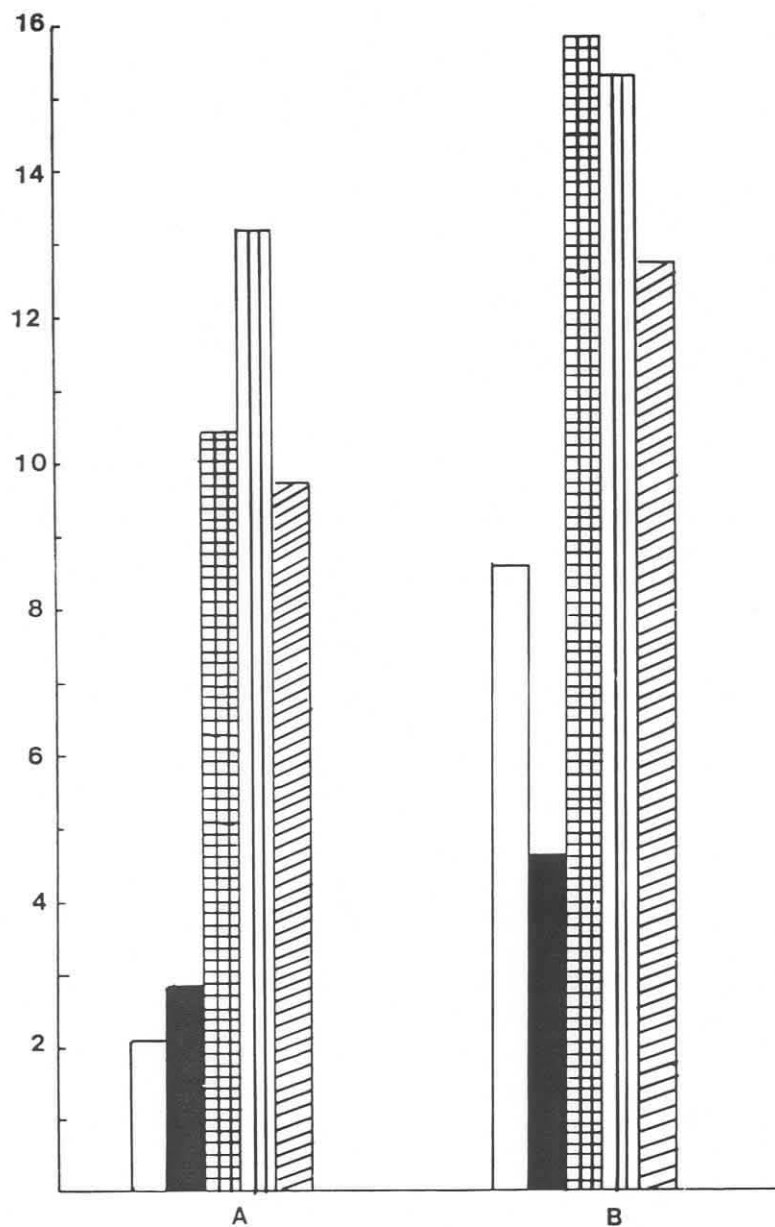
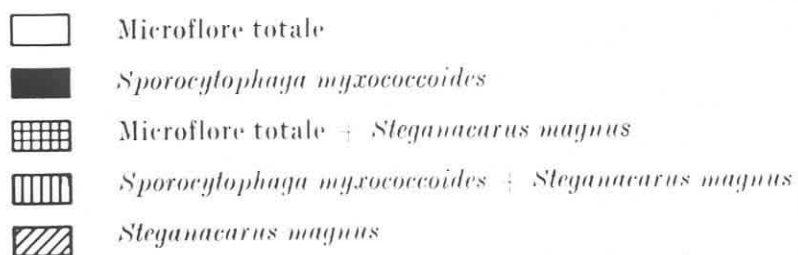


Fig. 3. Décomposition du papier filtre et des feuilles de hêtre par les culture pures et les associations "microorganismes-animaux".

A — Décomposition du papier filtre
B — Décomposition des feuilles de hêtre



malgré la présence permanente d'eau de condensation sur les parois des tubes, la matière à décomposer n'était apparemment pas suffisamment humide ni pour les microorganismes, ni pour les animaux. Néanmoins, les résultats des expériences en conditions semi-naturelles sont comparables entre eux, puisque les conditions expérimentales des différentes variantes sont identiques.

L'analyse des résultats (Fig. 3) montre que l'association "microorganismes-animaux", en particulier "bactéries-animaux", influence considérablement la décomposition de la ma-

tière organique. Le papier filtre est décomposé par cette association 4,5 fois plus (en pourcentage) que par *Sporocytophaga myxococcoides* et 1,3 fois plus que par *Steganacarus magnus*. Les feuilles de hêtre sont également plus décomposées par la population mixte "bactéries-animaux" (3,4 fois plus que par *Sporocytophaga myxococcoides* et 1,2 fois plus que par *Steganacarus magnus*).

Dans la décomposition du papier filtre on constate une certaine efficacité de l'association "*Sporocytophaga-Steganacarus*" par rapport au couple "microflore totale-*Steganacarus*" (respectivement 13,17 % et 10,42 % en perte de masse). Cette différence est d'ailleurs déjà visible en comparant l'action de *Sporocytophaga myxococcoides* avec celle de la microflore totale sans la participation des animaux (respectivement 2,88 % et 2,09 % en perte de masse). Ce qui témoigne que *Sporocytophaga myxococcoides* a certainement plus de capacité comme décomposeur de la cellulose.

Les pertes absolues de masse de papier filtre et celles des feuilles de hêtre sont respectivement 3,4 et 2,9 fois plus importantes dans le cas de *Steganacarus magnus* seul que dans le cas de *Sporocytophaga myxococcoides* seul. Cependant, il faut souligner que dans cette "perte" on comprend les boulettes fécales de *Steganacarus magnus* ce qui n'est qu'une perte apparente, une transformation et non une consommation totale de la matière (papier filtre ou feuille de hêtre). Par contre, dans le cas des bactéries, la diminution de la masse est le résultat direct de la disparition complète de la matière végétale avec libération de CO_2 .

Le maintien de ces différences (de 3,4 et 2,9 fois) entre les animaux et les bactéries pour la cellulose pure, ainsi que pour les feuilles de hêtre, prouve à notre avis que dans la disparition de la litière, le rôle des animaux est beaucoup plus important que celui des bactéries. Mais, pour évaluer l'importance de chacun de ces organismes dans la décomposition complète de la matière végétale, il faut :

(A) Pour les animaux — déduire le poids de la matière non décomposée (les fèces);

(B) Pour les microorganismes — ajouter ces mêmes fèces qu'ils décomposeront ensuite.

A propos de la microflore totale on notera que contrairement au cas du papier filtre, les feuilles de hêtre sont décomposées environ deux fois plus vite par la microflore totale que par la culture pure de *Sporocytophaga myxococcoides* (cette différence n'est pas évidente quand on compare les couples "microflore totale-*Steganacarus*" et "*Sporocytophaga-Steganacarus*") (Fig. 3).

Le rôle de *Steganacarus magnus* dans la décomposition de la litière (et/ou de la cellulose) est probablement plus important en association avec un microorganisme cellulolytique qu'avec la microflore totale. Ainsi, à partir des résultats obtenus dans nos expériences (Tableau 1), on peut estimer que la participation de *Steganacarus magnus* à la décomposition a été supérieure dans le cas de son association avec *Sporocytophaga myxococcoides* que dans celui avec la microflore totale.

4. Discussion, Conclusions

Les résultats des expériences préliminaires portant sur la quantité d'inoculum et de substrat nutritif dans la décomposition de la cellulose (Fig. 1) diffèrent des données existant déjà dans la littérature. Avant de les comparer, il faut remarquer que parmi les nombreux travaux concernant l'étude de l'influence des différents facteurs écologiques, biogéochimiques ou biochimiques sur l'intensité de la décomposition des matières organiques, la question du rapport inoculum/substrat est la moins traitée. Nous n'avons donc pratiquement pas d'éléments permettant de comprendre les relations existant entre l'intensité de la décomposition de la litière, par exemple, et les caractéristiques démographiques de la microbio-cénose. Nous ne connaissons absolument pas les besoins nutritifs des populations des microorganismes cellulolytiques. Par conséquent, nous n'avons pas de données nous permettant de caractériser la participation quantitative de telle ou telle espèce cellulolytique dans la minéralisation de la matière organique au niveau de la population ou de la biocénose, voire de l'écosystème. Dans la littérature nous n'avons eu jusqu'à présent que des données fragmentaires et souvent contradictoires sur la vitesse de décomposition de la litière dans la nature (voir une revue récente de MANGENOT & TOITAIN 1980).

En étudiant *Cytophaga hutchinsoni* par exemple, WINOGRADSKY (1929) nota que les dimensions du papier filtre n'influencèrent pas l'intensité de la décomposition, à condition qu'il soit inoculé à plusieurs endroits par des petites quantités d'inoculum. Pour la vitesse de décomposition du tissu de coton (à la surface de silica-gel) par *Cytophaga hutchinsoni*, WINOGRADSKY avance les chiffres suivants: 30 % en 3 jours, 38 % en 5 jours, 50 % en 6 jours, 56 % en 8 jours et 80 % en 14 jours (la masse initiale des morceaux de tissu était de 1,54 g).

Sans connaître "la grandeur de l'inoculat" utilisé, on peut toutefois calculer les vitesses journalières de décomposition de la cellulose dans les expériences de WINOGRADSKY. Ainsi, pour le tissu de coton sur silica-gel $V_{\text{décomp.}} = 0,09-0,15 \text{ g d}^{-1}$ (g/jour). Notons que IMŠENECKIJ & SOL'NCEVA (1936) ont obtenu, avec le même *Cytophaga hutchinsoni*, $0,026 \text{ g d}^{-1}$ et $0,057 \text{ g d}^{-1}$ (expérience réalisée dans des fioles d'Erlenmeyer dans un milieu liquide et avec du papier filtre plié en forme de cône à la surface, dont la masse était respectivement de 3,048 g et 4,682 g). Les mêmes auteurs notent qu'avec l'utilisation de la technique de silica-gel la même souche de *Cytophaga hutchinsoni* a décomposée en 10 jours de 33 à 43 % de papier. Ils supposent que cette divergence vient de la différence d'aération et ne parlent ni de la quantité d'inoculum ni de la possibilité de l'influence de la masse initiale de la cellulose sur le cours des expériences.

On peut toujours citer des résultats obtenus par des auteurs «plus récents» qui ont étudié différents organismes cellulolytiques dans différentes conditions expérimentales (FULLER & NORMAN 1943; TEPLJAKOVA 1949; SZEGI 1964, 1968). Toutefois, le problème reste toujours le même, à savoir, dans tous les types d'expérience de laboratoire sur la vitesse de la cellulolyse on prend toujours des quantités *a priori* de substrat et d'inoculum; par conséquent il n'est pas étonnant qu'on obtienne des valeurs souvent très variées.

NAPLEKOVA (1974) remarqua avec justesse que les valeurs de l'activité cellulolytique ne diffèrent pas seulement pour les espèces, mais également pour les souches d'une même espèce et qu'il faut expliquer cela par les différentes conditions de culture des microorganismes. MANGENOT & TOUTAIN (1980) en rappelant la variabilité de la vitesse de décomposition de la litière de différents origines, ajoutent que cette «variabilité ... est fortement modulée par d'autres facteurs».

Pour estimer la capacité cellulolytique de chaque espèce et évaluer son rôle dans la vitesse de minéralisation de la matière organique, il faut entreprendre des recherches afin de trouver les rapports entre les quantités de la matière soumise à la décomposition et l'effectif des organismes qui vont attaquer cette matière.¹⁾

Le rôle écologique de la population fongique du sol, ses capacités en tant que créateur d'environnement pour les bactéries et stimulateur de leur développement est bien connu (POCHON & DE BARJAC 1958; ARISTOVSKAJA 1967; DOMMERGUES & MANGENOT 1970; PUGH 1974; MIRČINK 1976). Bien connu également le phénomène de succession des microorganismes dans les processus de décomposition de la matière végétale (MIŠUSTIN & TIMOFEEVA 1944; SAITO 1960, 1966; WITKAMP 1963; MANGENOT 1980; et d'autres).

En ce qui concerne les études expérimentales de décomposition de la cellulose par des cultures mixtes des champignons et des bactéries cellulolytiques, nous possédons peu d'informations (IMŠENECKIJ & SOL'NCEVA 1936; HENIS *et al.* 1961; TRIBE 1966; WENT & DE JONG 1966; NAPLEKOVA 1974). Ainsi, il nous a paru utile de présenter dans un tableau (Tableau 2) les données obtenues par NAPLEKOVA (1974).

En conclusion, l'auteur distingue trois types d'interaction entre les microorganismes: 1) L'antagonisme avec le ralentissement du développement des cultures; 2) La stimulation de développement du microorganisme étudié; 3) Interaction nulle.

Malheureusement, nous ne pouvons pas comparer nos résultats avec ceux de NAPLEKOVA, car elle a réalisée ces expériences dans un milieu de culture liquide; de plus, *Aspergillus* ne figure pas parmi les champignons testés par l'auteur.

La comparaison des résultats de nos expériences, effectuées dans des conditions de laboratoire et semi-naturelles, montrent que de toute évidence le rôle des animaux dans la

¹⁾ Cette question est étroitement liée avec des phénomènes tels que l'allélocatalyse, l'autolyse et d'autres problèmes de la vie et du fonctionnement de l'organisme microbien (Moxon 1942).

Tableau 2. Décomposition de la cellulose par des cultures pures de bactéries et par leurs associations avec les champignons et les actinomycètes (NAPLEKOVA 1974)

| Culture | Décomposi- tion de la cellulose % | Culture domi- nante dans l'association |
|---|---|--|
| <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> | 78 | Bactérie |
| <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> + <i>Actinomyces glaucescens</i> | 76 | Bactérie |
| <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> + <i>Actinomyces phaeochromogenes</i> | 80 | Bactérie |
| <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> + <i>Stachybotrys atra</i> | 71 | Champignon |
| <i>Sporocytophaga myxococcoides</i> + <i>Myrothecium verrucaria</i> | 56 | Champignon |
| <i>Actinomyces glaucescens</i> | 8 | Actinomycète |
| <i>Actinomyces phaeochromogenes</i> | 12 | Actinomycète |
| <i>Stachybotrys atra</i> | 77 | Champignon |
| <i>Myrothecium verrucaria</i> | 42 | Champignon |
| <i>Sorangium cellulosum</i> | 91 | Bactérie |
| <i>Sorangium cellulosum</i> + <i>Actinomyces glaucescens</i> | 78 | Bactérie |
| <i>Sorangium cellulosum</i> + <i>Actinomyces phaeochromogenes</i> | 58 | Bactérie |
| <i>Sorangium cellulosum</i> + <i>Stachybotrys atra</i> | 75 | Champignon |
| <i>Sorangium cellulosum</i> + <i>Myrothecium verrucaria</i> | 63 | Champignon |
| <i>Vibrio rosea</i> | 66 | Bactérie |
| <i>Vibrio rosea</i> + <i>Actinomyces glaucescens</i> | 25 | Bactérie |
| <i>Vibrio rosea</i> + <i>Actinomyces phaeochromogenes</i> | 36 | Bactérie |
| <i>Vibrio rosea</i> + <i>Stachybotrys atra</i> | 73 | Champignon |
| <i>Vibrio rosea</i> + <i>Myrothecium verrucaria</i> | 34 | Bactérie |
| <i>Vibrio flavesceus</i> | 74 | Bactérie |
| <i>Vibrio flavesceus</i> + <i>Actinomyces glaucescens</i> | 73 | Bactérie |
| <i>Vibrio flavesceus</i> + <i>Actinomyces phaeochromogenes</i> | 75 | Bactérie |
| <i>Vibrio flavesceus</i> + <i>Stachybotrys atra</i> | 79 | Bactérie |

décomposition et réutilisation de la litière est beaucoup plus important que ce que nous supposions.

En effet, habituellement dans les expériences de laboratoire (à partir desquelles nous évaluons l'importance des microorganismes cellulolytiques dans la décomposition de la cellulose) à part le fait que nous travaillons avec des cultures pures (ce qui est incontestablement un artefact écologique), nous créons en plus des conditions d'humidité et de température souvent inexistant dans la nature. Par exemple il est connu que l'optimum de température pour *Cytophaga hutchinsoni* est de 28—30 °C (NAPLEKOVA 1974 a maintenu *Sporocytophaga myxococcoides* pendant 6 mois à une température de 10 °C et a constaté que la décomposition de la cellulose dans de telles conditions est égal à zéro) et qu'en même temps ces organismes sont très sensibles à l'absence de l'humidité. Aussi, il est difficile d'imaginer qu'il puisse exister dans les forêts des zones tempérées une humidité constante et une température de 28 °C pendant une période suffisamment longue pour permettre aux bactéries cellulolytiques de se développer à la même vitesse que dans nos laboratoires. Une telle probabilité est pratiquement égale à zéro. Il s'en suit que dans les conditions naturelles l'attaque directe de la litière par les bactéries cellulolytiques ne peut pratiquement pas exister. Dans nos expériences, les feuilles (litière) de hêtre et le papier filtre qui ont été mis à l'intérieur des tubes d'essai dans une humidité relativement importante, n'ont presque pas été touchés par les bactéries pendant six mois d'exposition. Donc, il est très probable que la voie de la décomposition bactérienne de la litière passe par les fèces des animaux. Ces fèces sont probablement un milieu favorable pour la vie des bactéries cellulolytiques et c'est là qu'en toute évidence se produit la minéralisation définitive de la matière végétale non digérée par les animaux.

5. Résumé

Le principal objectif de la recherche entreprise a été de mettre en évidence la synergie entre la faune et la microflore du sol au cours de la décomposition de la litière. Les recherches ont été faites sur l'action d'un acarien oribate macrophytophage (*Steganacarus magnus*) et d'une bactérie cellulolytique aérobie (*Sporocytophaga myxococcoides*).

Deux séries d'expériences ont été effectuées pendant six mois, en laboratoire et sur le terrain, avec deux types de substrat: papier filtre (cellulose pure) et feuilles de hêtre (litière). Le degré de décomposition a été mesuré par le pourcentage de la perte de masse du substrat initial. Dans toutes les expériences, l'action de l'association *Sporocytophaga myxococcoides*-*Steganacarus magnus* était plus importante que les actions isolées de *Sporocytophaga myxococcoides*, de *Steganacarus magnus* ou de la microflore totale. Des effets synergétiques sur la décomposition ont été particulièrement mis en évidence dans les expériences sur le terrain. Ainsi, l'association «bactéries-animaux» était environ 4,5 (papier filtre) et 3,4 (feuilles de hêtre) fois plus active que *Sporocytophaga myxococcoides* seule, ou 1,3 (papier filtre) et 1,2 (feuilles de hêtre) fois que *Steganacarus magnus* seul.

Le rôle de l'acarien oribate était donc bien plus important que ce qu'on aurait pu supposer, au moins en termes de perte de masse de la litière. *Steganacarus magnus* semble agir comme catalyseur dans la décomposition de la matière organique.

К оценке роли *Steganacarus magnus*, *Sporocytophaga myxococcoides* в разложении опада

На примере одного вида клеща-макрофитофага (*Steganacarus magnus*) и аэробной целлюлозоразрушающей бактерии (*Sporocytophaga myxococcoides*) было изучено взаимодействие почвенных беспозвоночных-фитофагов и целлюлозоразрушающих бактерий в процессе разложения лесной подстилки.

Опыты проводились в лаборатории (в чашках Петри) и в полуприродных условиях (заранее подготовленные пробы с растительным материалом, с животными и с бактериями были установлены в лесу и оставались там в течение 6 месяцев).

Анализ полученных результатов показал, что роль почвенных животных-фитофагов в разложении опада гораздо больше, чем это обычно считается. Абсолютная потеря веса листьев бука в наших опытах была более, чем в 3 раза больше в случае взаимодействия животных и бактерий, чем в варианте только с *Sporocytophaga myxococcoides*.

Предполагается, что целлюлозолитические бактерии «включаются» в процесс минерализации опада лишь после прохождения последнего через пищеварительный тракт животных.

6. Bibliographie

- ANDERSON, J. M., 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.* **44**, 475—495.
- ARISTOVSKAJA, T. V., 1967. Itogi primeneniya metoda kapilljarnoj mikroskopii v mikrobiologii. [Les résultats de l'application des méthodes capillaires dans la microbiologie]. *Upechi mikrobiologii* 4, Nauka, Moskva.
- 1980. Mikrobiologija processov počvoobrazovaniya. [La microbiologie des processus de la pédogenèse]. Nauka, Leningrad, 187 pp.
- BERGEY'S Manual of determinative bacteriology. 1974. Eight ed. (R. E. BUCHANAN & N. E. GIBBONS, eds.). Williams & Wilkins, Baltimore, 1268 pp.
- BERTHET, P., 1964. L'activité des oribatides (Acari: Oribatei) d'une chênaie. *Mem. Inst. roy. Sc. nat. Belg.* **152**, 1—152.
- CANCELA DA FONSECA, J. P., & E. KIFFER, 1969. A propos des rapports entre certaines espèces d'acariens oribates et certaines espèces de champignons existant dans un même sol. *C. R. Acad. Sci. Paris* **269**, 386—389.
- & N. POINSOT-BALAGUER, 1983. Régime alimentaire des microarthropodes du sol en relation avec la décomposition de la matière organique. *Bull. Soc. zool. Fr.* **108**, 371—388.
- CHARPENTIER, M., 1965. Etude de l'activité cellulolytique de *Sporocytophaga myxococcoides*. Thèse de Docteur ès Sciences, Université de Paris, 96 pp.
- DESCHAMPS, A. M., & J. M. LEBEAULT, 1980. Recherche de bactéries cellulolytiques par la méthode à la cellulose-azur. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)* **131 A**, 77—81.
- DICKINSON, C. H., 1974. Decomposition of plant litter in soil. In: C. H. DICKINSON & G. J. F. PUGH (eds.), *Biology of plant litter decomposition*, Academic Press, London, 633—658.
- DOMMERGUES, Y., & F. MANGENOT, 1970. Ecologie microbienne du sol. Masson, Paris, 796 pp.
- DRACH, A., & A. FAÏLLE, 1981. Eléments pour une méthodologie d'étude des relations entre les peuplements de carabiques forestiers et la végétation herbacée et arbustive (Col. Carabidae). *Rev. Ecol. Biol. Sol* **18**, 551—566.
- FULLER, W., & A. NORMAN, 1943. Cellulose decomposition by aerobic mesophilic bacteria from soil. III. The effect of lignin. *J. Bacteriol.* **46**, 291—296.
- HÅGVAR, S., & B. R. KJØNDAL, 1981. Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia* **22**, 385—408.
- HARDING, D. J. L., & R. A. STUTTARD, 1974. Microarthropods. In: C. H. DICKINSON & G. J. F. PUGH (eds.), *Biology of plant litter decomposition*, Academic Press, London, 489—532.
- HENIS, J., P. KELLER & A. KEYNAN, 1961. Inhibition of fungus growth by bacteria cellulose decomposition. *Canad. J. Microbiol.* **7**, 857—863.
- IMŠENEČKIJ, A. A., & L. SOL'NCEVA, 1936. Aerobnye cellulozе-razrušajuščie bakterii. [On aerobic cellulose-decomposing bacteria]. *Izv. AN SSSR, ser. biol.* **6**, 1115—1168.

- JENSEN, V., 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. In: C. H. DICKINSON & G. J. F. PUGH (eds.), *Biology of plant litter decomposition*, Academic Press, London, 69—104.
- KIFFER, E., & J. P. CANCELA DA FONSECA, 1971. Sur les rapports entre microarthropodes et micro-mycètes d'un sol forestier. *Zbl. Bakt.* **126**, 510—520.
- KOZLOVSKAJA, L. S., & E. N. ŽDANNIKOVA, 1962. Vzaimootnošenie počvennoj fauny i mikroflory. [Les interactions de la faune du sol et de la microflore]. *Izv. SO AN SSSR* **5**, 107—117; **7**, 79—88.
- KURČEVA, G. F., 1960. Rol' bespozvonočnych životnyh v razloženíi dubovogo opada. [Le rôle des invertébrés dans la décomposition de la litière de chêne]. *Počvovedenie* **4**, 16—23.
- LEBRUN, PH., 1971. Ecologie et biocénotique de quelques peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. roy. Sc. nat. Belg.* **165**, 1—203.
- LITTLEWOOD, C. F., 1969. A surface sterilisation technique used in feeding algae to Oribatei. In: G. O. EVANS (ed.), *Acarology (Proc. 2nd Intern. Congr. Acarol.)*, Akadémiai Kiado, Budapest, 53—56.
- LUXTON, M., 1972. Studies on the oribatid mites of a danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia* **12**, 434—463.
- 1979. Food and energy processing by oribatid mites. *Rev. Ecol. Biol. Soil* **16**, 103—111.
- MACFADYEN, A., 1968. The animal habitat of soil bacteria. In: T. R. G. GRAY & D. PARKINSON (eds.), *The ecology of soil bacteria*, Liverpool University Press, Liverpool, 66—76.
- MANGENOT, F., 1980. Les litières forestières: signification écologique et pédobiologique. *Rev. forest. franç.* **32**, 339—355.
- & F. TOUTAIN, 1980. Les litières. In: P. PESSON (ed.), *Actualités d'écologie forestière*, Gauthier-Villars, Paris, 3—59.
- MIGNOLET, R., 1971. Etude des relations entre la flore fongique et quelques espèces d'oribates (Acari) In: J. d'AGUILAR, C. ATHIAS-HENRIOT, A. BESSARD, M. B. BOUCHE & M. PUSSARD (eds.), *Organismes du sol et production primaire (C. R. IVe Colloq. Intern. Faune du Sol)*, I.N.R.A., Paris, 155—164.
- MILLAR, C. S., 1974. Decomposition of coniferous leaf litter. In: C. H. DICKINSON & G. J. F. PUGH (eds.), *Biology of plant litter decomposition*, Academic Press, London, 105—128.
- MIRČINK, T. G., 1976. Počvennaja mikologija. [Mycologie du sol]. MGU, Moskva, 206 pp.
- MIŠUSTIN, E. N., & A. T. TIMOFEEVA, 1944. Smena mikroflory pri processach razloženiya organičeskich ostatkov. [La succession de la microflore lors du processus de la décomposition des débris organiques]. *Mikrobiologija* **13**, 272—284.
- MONOD, J., 1942. Recherches sur la croissance des cultures bactériennes. Hermann, Paris, 210 pp.
- NAPLEKOVA, N. N., 1974. Aerobnoe razloženie cellulozы mikroorganizmami v počvach Zapadnoj Sibiri. [La décomposition aérobie de la cellulose dans les sols de la Sibérie Occidentale]. Nauka, Novosibirsk, 250 pp.
- NIELSEN, C. O., 1962. Carbohydrases in soil and litter invertebrates. *Oikos* **13**, 200—215.
- POCHON, J., & H. DE BARJAC, 1958. *Traité de microbiologie des sols. Applications agronomiques*. Dunod, Paris, 685 pp.
- PUGH, G. J. F., 1974. Terrestrial fungi. In: C. H. DICKINSON & G. J. F. PUGH (eds.), *Biology of plant litter decomposition*, Academic Press, London, 303—336.
- SAITO, T., 1960. Microbial decomposition of fir litter. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 4th Ser. Biol. **26**, 133—138.
- 1966. Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ecol. Rev.* **16**, 245—254.
- SCHUSTER, R., 1956. Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungs Vorgängen im Boden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **45**, 1—33.
- SMITH, R. E., 1977. Rapid tube test for detecting fungal cellulose production. *Appl. Env. Microbiol.* **33**, 980—981.
- SZEGI, J., 1964. The development of some cellulose microorganisms as affected by the pH value. *Proc. 8th Intern. Congr. Soil Sci., Soil Biology*, Bucharest, 50—51.
- 1968. Die Rolle einiger ökologischer Faktoren bei dem mikrobiologischen Abbau der Zellulose. *Tag. Dtsch. Akad. Landwirt. Berlin* **98**, 81—90.
- TEPLJAKOVA, Z. F., 1949. Cellulozerazrušajuščie griby počv Kazachstana. [Les champignons cellulotitiques du Kazakhstan]. *Izv. AN Kaz. SSR, ser. počv.* **76** (5), 42—51.
- TOUTAIN, F., 1981. Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Rev. forest. franç.* **33**, 449—477.
- TRIBE, H. T., 1966. Interactions of soil fungi on cellulose film. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* **49**, 457—466.
- VAN DER DRIFT, J., 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.* **94**, 1—168.
- VANNIER, G., 1979. Relations trophiques entre la microfaune et la microflore du sol; aspects qualitatifs et quantitatifs. *Boll. Zool.* **46**, 343—361.
- WALLWORK, J. A., 1958. Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. *Oikos* **9**, 260—271.

- 1967. Acari. In: A. BURGESS & F. RAW (eds.), Soil biology, Academic Press, London, 363—395.
- 1976. The distribution and diversity of soil fauna. Academic Press, London, 355 pp.
- WENT, J. C., & F. DE JONG, 1966. Decomposition of cellulose in soils. *Antonie van Leeuwenhoek* **32**, 39—56.
- WINOGRADSKY, S., 1929. Etudes sur la microbiologie du sol. Sur la degradation de la cellulose dans le sol. *Ann. Inst. Pasteur* **43**, 549—633.
- WITKAMP, M., 1963. Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. *Ecology* **44**, 370—377.
- & D. A. CROSSELY, 1966. The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter. *Pedobiologia* **6**, 293—303.
- WOODRING, J. P., & E. F. COOK, 1962. The biology of *Ceratozetes cisalpinus* BERLESE, *Scheloribates laevigatus* KOCH and *Oppia neerlandica* OUDEMANS (Oribatei) with a description of all stages. *Acarologia* **4**, 101—137.
- ZINKLER, D., 1971. Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatiden. In: J. d'AGUILAR C. ATHIAS-HENRIOT, A. BESSARD, M.B. BOUCHE & M. PUSSARD (eds.), Organismes du sol et production primaire (C. R. IVe Colloq. Intern. Faune du Sol), I.N.R.A., Paris, 329—334.
- 1972. Vergleichende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der Carbohydrasen laubstreu-bewohnender Oribatiden. *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.* 1972, 149—153.

Adresse des auteurs: J. P. CANCELA DA FONSECA (correspondance), G. GUEGAMIAN et CH. MASSOT, Université Paris 7, Laboratoire de Biologie végétale et d'Ecologie forestière, Route de la Tour Dénecourt, F - 77300 Fontainebleau, France.

Synopsis: Original scientific paper

GUEGAMIAN G., J. P. CANCELA DA FONSECA et CH. MASSOT, 1984. Sur le rapport entre *Steganacarus magnus* et *Sporocytophaga myxococcoides* dans la décomposition de la litière. [On the relationship between *Steganacarus magnus* and *Sporocytophaga myxococcoides* during litter decomposition]. *Pedobiologia* **27**, 279—291.

The main objective of this study is to demonstrate the synergy between the soil fauna and microflora during the forest litter decomposition. The actions of a macrophytophage oribatid mite (*Steganacarus magnus*) and of an aerobic cellulolytic bacteria (*Sporocytophaga myxococcoides*) were investigated. Two series of experiments were conducted during six months, in the laboratory and in the field, with two types of substratum: filter paper (pure cellulose) and beech leaves (litter). The percent mass loss of the substratum was taken as a measure of the degree of decomposition. In all the experiments, the combined effect of the association *Sporocytophaga myxococcoides*-*Steganacarus magnus* was much greater than that of either *Sporocytophaga myxococcoides* or *Steganacarus magnus* alone. It also exceeded that of the total microflora. The synergetic effects on decomposition were particularly marked in the field experiments. In percent, the mass loss of the substratum due to the association *Sporocytophaga myxococcoides*-*Steganacarus magnus* was about 4.5 (filter paper) and 3.4 (beech leaves) times higher than that of *Sporocytophaga myxococcoides* alone, or 1.3 (filter paper) and 1.2 (beech leaves) times higher than that of *Steganacarus magnus* alone. Thus, the role of the oribatid mite in decomposition was greater than expected, at least in terms of the mass loss. *Steganacarus magnus* seemed to be acting as a catalyst of the litter decomposition.

Key words: soil oribatid mite, *Steganacarus magnus*, soil cellulolytic bacteria, *Sporocytophaga myxococcoides*, soil microflora, cellulose, beech litter, litter decomposition.